

УДК 633.4:581.41

МОРФОГЕНЕЗ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ *STACHYS SIEBOLDII* MIG. ПРИ ВЫРАЩИВАНИИ РАСТЕНИЙ ИЗ КЛУБНЕЙ

О. А. КОРОВКИН

(Кафедра ботаники)

Стахис зибольда (сем. Lamiaceae) — ценное овощное и лекарственное растение. В пищу употребляют клубни, в которых содержится 15—19 % углеводов, 1,5 % белка, 0,18 % жиров. Благодаря отсутствию в клубнях крахмала они используются при лечении диабета, гипертонии и других заболеваний [2]. Стахис широко культивируют на его родине — в Китае, а также в Японии, Монголии, Франции, Италии, Англии. В культуре стахис размножают вегетативно — клубнями.

В сообщении приводятся данные о морфогенезе вегетативных органов стахиса как одного из представителей столонообразующих травянистых растений с клубнями по-

бегового происхождения, изучение которых мы ведем в течение ряда лет [3—5]. В литературе сведений такого рода нет.

Методика

Экспериментальную работу проводили в 1981 г. по методическим установкам И. П. Игнатьевой [1]. Растения выращивали из клубней, полученных в НИИССОКе. В конце апреля клубни высаживали в 9-см горшки на глубину 3—4 см; в середине мая растения пересаживали на гряды на расстоянии 40×40 см. Уход за растениями обычный — такой же, как за картофелем, но без окучивания.

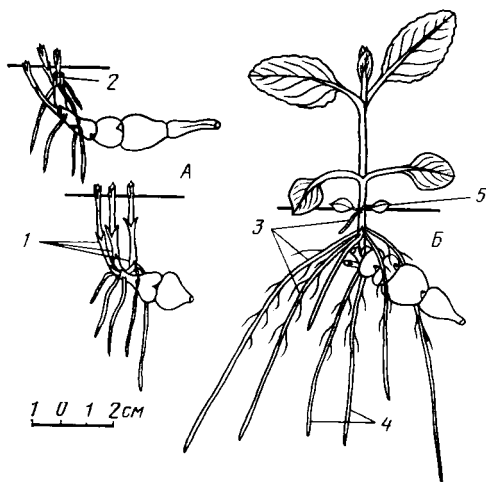


Рис. 1. Первые этапы развития растений стахиса при выращивании из клубней.

А — фаза появления побегов на поверхности почвы; Б — фаза 5-й пары листьев; 1 — побеги возобновления, формирующиеся из верхушечной (в центре) и боковых почек клубня; 2 — отмершая верхушечная почка; 3 — узловые придаточные корни на побеге возобновления; 4 — узловые придаточные корни на клубне; 5 — 3-я пара листьев побега возобновления.

Проводился сравнительный морфологический анализ системы побегов и корневой системы по фазам развития. Описание растений приурочивали к следующим фазам: появление побегов на поверхности почвы, начало формирования столонов, начало бутонизации, начало формирования клубней, полное отмирание надземной части (в конце периода вегетации). Для описания выкапывали одновременно 6—7 растений.

Результаты исследования

Побеги возобновления у стахиса развивались из верхушечной и 1—3-й боковых почек верхней зоны клубня (рис. 1, А). Продолжительность развития побегов возобновления в почве — 12—15 дней. Листорасположение супротивное. Первые 1—2 пары листьев — чешуевидные, белые; дифференциация на пластинку и черешок начиналась при выходе побегов возобновления на поверхности почвы у 3—4-й пары листьев. Первые надземные листья (срединной формации) — зеленые, черешчатые, пластинка округлая или округло-яйцевидная, с городчатым краем (рис. 1, Б).

При выходе побега возобновления на поверхность почвы длина междоузлий 2—3 последних его метамеров составляла 0,2—0,3 см, и листья располагались в виде прикорневой розетки. Позднее вследствие интеркалярного роста длина этих междоузлий значительно увеличивалась (до 1,5—2,5 см).

Форма листовой пластинки в онтогенезе побега возобновления изменялась от округлой или округло-яйцевидной у первых 3—4 пар листьев до яйцевидной или удлиненно-яйцевидной у 5—7-й пары и до удлиненно-яйцевидной или овальной у всех последующих листьев. Край пластинки у первых 4—5 пар листьев городчатый, у последующих — зубчатый.

Из листьев срединной формации (их об-

разывалось 11—14 пар) наибольшего размера достигали 7—9-я пары: их длина — до 10 см, ширина — 3 см.

По мере формирования новых листьев первые листья на базальной части побега возобновления желтели, отмирали и опадали. Первые 2 пары надземных листьев отмирали в фазу 10—11-й пары листьев, т. е. продолжительность их жизни составляла 45—50 дней. У последующих листьев продолжительность жизни увеличивалась и достигала у 5—7-й пары 120—130 дней (эти листья отмирали к концу периода вегетации).

Длина стебля побегов возобновления к фазе 6—7-й пары листьев (начало процесса столонобразования, 20-й день после появления побегов возобновления на поверхности почвы) равнялась 9—11 см при диаметре первого надземного междоузлия 0,2 см. К началу периода бутонизации (55—60-й день после появления побегов возобновления на поверхности почвы) длина стебля побегов возобновления варьировала у растений от 40 до 50 см при диаметре базальной части стебля 0,4—0,5 см. На протяжении первых 2—3 метамеров стебель у побегов возобновления был округлым, у всех вышерасположенных — четырехгранным.

Число метамеров до соцветия у побегов возобновления составляло 13—16. Соцветие — неограниченный колосовидный тирс [6]. Длина соцветия побегов возобновления к концу периода вегетации достигала у отдельных растений 35 см, а у большинства варьировала от 10 до 15 см.

Ветвление надземной части побегов возобновления начиналось в фазу 7—8-й пары листьев — почти одновременно или несколько позднее, чем образование столонов из пазушных почек на подземной их части. Первые боковые побеги развивались из почек в пазухах 3—5-й пары листьев. К концу периода вегетации число боковых побегов 2-го порядка у побегов возобновления наиболее мощно развитых растений достигала 16—20 (рис. 2). У отдельных растений надземные боковые побеги 2-го порядка формировались из пазушных почек на 1—2-м верхних узлах подземной части побегов возобновления. Наблюдались случаи, когда на одном узле подземной части побега возобновления из одной пазушной почки развивался стolon, а из другой — надземный фотосинтезирующий побег. К концу периода вегетации (начало октября) все боковые побеги 2-го порядка зацветали; число метамеров до соцветия у них варьировало от 6 до 15 и, как правило, было меньше, чем у побега возобновления, на котором они развивались. Зависело оно от положения бокового побега на побеге возобновления: чем выше был расположен боковой побег, тем меньше у него было метамеров до соцветия. Однако наблюдались случаи, когда боковые побеги 2-го порядка, формировавшиеся в нижней зоне побега возобновления, не уступали ему по числу метамеров до соцветия, а иногда и превосходили на 1—3. Особо следует отметить неодинаковое развитие боковых побегов, формирующихся на одном узле побега возобновления. Как правило, один из них не только значительно превосходил второй по темпу развития, но и от-

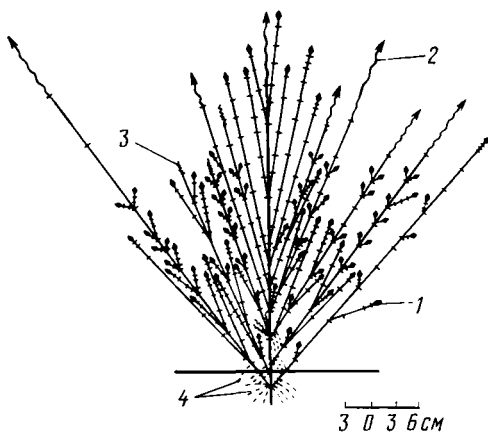


Рис. 2. Схема системы надземных побегов стэхиса к началу периода клубнеобразования (I декада сентября).

1 — терминальная почка; 2 — терминальное соцветие; 3 — отмирающие побеги; 4 — столоны.

личался от него по структуре — числу метамеров до соцветия (различия достигали 2—4 метамеров).

Длина побегов 2-го порядка к концу периода вегетации достигала у нижних 35 см, у верхних — 8 см. Часто самые нижние боковые побеги не уступали по длине стебля побегу возобновления.

Так как побеги 2-го порядка развивались из всех пазушных почек надземной части побегов возобновления, то их нижние зоны оказывались сильно затененными вследствие близкого расположения побегов друг к другу (длина междоузлий у побегов возобновления не превышала в нижней зоне 4 см). Это приводило к быстрому отмиранию первых 2—3 пар листьев боковых побегов, листья эти засыхали, но, как правило, не опадали.

У побегов 2-го порядка, развивавшихся на первых 6—8 узлах побегов возобновления, были укороченными междоузлия первых 2—3 метамеров (0,2—0,3 см), у всех выше расположенных боковых побегов длина первых междоузлий достигала 2—3 см (рис. 2). Наличие зоны с укороченными междоузлиями у нижних боковых побегов 2-го порядка связано, очевидно, с тем, что из пазушных почек на первых 2—3 узлах этих побегов развивались не фотосинтезирующие надземные побеги, как у всех выше расположенных побегов 2-го порядка, а столоны.

У некоторых растений на боковых побегах 2-го порядка после формирования 2—3 нормально развитых метамеров начинали формироваться метамеры со стеблем, закрученным против часовой стрелки, т. е. побеги становились вьющимися.

Во второй половине августа (95—100-й день после появления побегов на поверхности почвы) из всех пазушных почек побегов 2-го порядка начинали развиваться побеги 3-го порядка. К концу периода вегетации длина их была 1,5—15 см и состояли они из 2—9 метамеров. Для побегов 3-го порядка были характерны те же особенности развития, что и для побегов 2-го порядка: неодинаковое развитие как в пределах всего побега 2-го порядка, так и в преде-

лах одного его узла (рис. 2). Побеги 3-го порядка не зацветали.

В начале сентября у растений наблюдалось отмирание групп побегов 2—3-го порядков, находившихся в вегетативном состоянии. Отмирание побегов шло в базипетальном направлении. Первыми начинали отмирать побеги 3-го порядка, располагавшиеся в нижней части растения (очевидно, вследствие сильного затенения).

Столоны у растений начинали развиваться в фазу 5—6-й пары листьев на 20—25-й день после появления побегов возобновления на поверхности почвы. Из почек в пазухах 2—3 первых пар листьев побегов возобновления формировались столоны 2-го порядка — белые или со слабым антоциановым оттенком, листья у них чешуевидные, супротивные, сросшиеся основаниями (узлы столонов были закрытыми). При достижении длины 1—2 см столоны 2-го порядка начинали ветвиться: из пазушных почек на двух первых сближенных узлах развивались столоны 3-го порядка. Обычно первая пара чешуевидных листьев на столонах 2-го порядка располагалась вертикально, на верхней и нижней сторонах столона, а вторая — горизонтально, на боковых сторонах. Верхняя пазушная почка на первом узле столона 2-го порядка в стolon никогда не развивалась, в результате на базальной части каждого столона 2-го порядка формировались три столона 3-го порядка. Наблюдались случаи, когда в результате более раннего ветвления пазушной почки развитие столонов 2-го и 3-го порядков происходило одновременно.

Как уже было сказано выше, из почек в пазухах всех листьев побега возобновления, начиная с 3-й, реже — 4-й пары, независимо от того, находились ли эти почки в почве или нет, развивались надземные фотосинтезирующие побеги 2-го порядка. Почти одновременно с развитием этих побегов образовывались столоны 3-го порядка, формировавшиеся из пазушных почек на первых 2—3 сближенных их узлах. Так же как и у столонов 2-го порядка, развивавшихся на первых двух узлах побега возобновления, у надземных побегов 2-го порядка не развивалась в стolon верхняя пазушная почка первого узла, т. е. на базальной части каждого надземного побега 2-го порядка формировались 3—5 столонов 3-го порядка (рис. 3). Столоны росли вниз, имели обычно сильную антоциановую окраску. На надземной части у них образовывались небольшие (до 0,5 см) чешуевидные зеленые листья, начиная с 3-й пары иногда дифференцированные на пластинку и черешок, на подземной части — чешуевидные этиолированные листья. Столоны 3-го порядка развивались на базальной части надземных побегов 2-го порядка, формировавшихся на 3—8 узлах побега возобновления на высоте до 8 см над уровнем почвы. Внедрению этих столонов в почву часто способствовало изгибание стебля побега возобновления на протяжении 6—8 нижних метамеров.

К началу периода клубнеобразования (через 120 дней после появления побегов возобновления на поверхности почвы) столоны 2-го порядка состояли из 13—20 метамеров, 3-го — из 3—20; 4-го — из 2—11 метамеров. Число их до клубня у столонов одного порядка было различным и за-

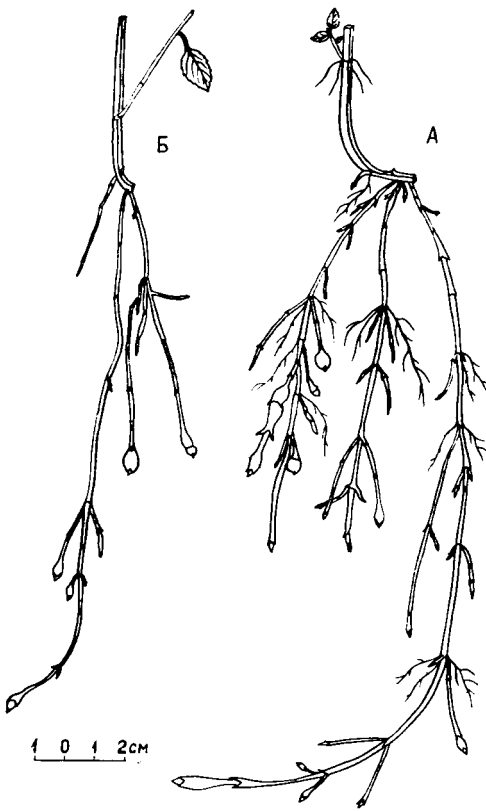


Рис. 3. Развитие столонов на базальной части боковых надземных побегов 2-го порядка, сформировавшихся на 5-м (А) и 7-м (Б) узлах побега возобновления.

висело от местоположения stolона на stolоне предыдущего порядка (чем выше — тем меньше). Длина stolонов 2-го порядка составляла 15—30 см, 3-го — 3—35 см (причем наиболее мощные stolоны 3-го порядка развивались на базальной части stolонов 2-го порядка), 4-го — 1—12 см (рис. 4). Диаметр стебля первых метамеров stolонов достигал 0,2—0,3 см, последующих — 0,3—0,5 см. К концу периода вегетации наибольший диаметр stolоны имели в средней части: у stolонов 2-го порядка — до 0,5 см, 3-го — до 0,3 см, 4-го — до 0,2 см. На протяжении первых 2—3 метамеров стебли у stolонов были округлыми, у последующих — четырехгранными.

Наиболее мощным развитием отличались stolоны 2-го порядка, а также stolоны 3-го порядка, сформировавшиеся на подземной части боковых надземных побегов 2-го порядка (в случае, если эти побеги формировались на подземной части побегов возобновления). Stolоны 3-го порядка, развивавшиеся на надземных боковых побегах 2-го порядка, как правило, отличались более длинными (до 4 см) и тонкими (до 0,2 см) междоузлиями по сравнению с подземными stolонами (рис. 3).

У некоторых наиболее мощно развитых растений stolоны ветвились до 5-го порядка (stolоны 5-го порядка достигали длины 1,5 м, состояли из 2 метамеров). В результате общее число stolонов всех порядков у одного растения достигало 480.

При ветвлении stolонов наблюдались те же закономерности, что и у надземных побегов: один из stolонов на каждом узле развивался значительно интенсивнее другого, иногда один stolон на узле совсем не развивался (рис. 4).

Наблюдались случаи выхода stolонов на поверхность почвы и развития ортотропной фотосинтезирующей части побега с листьями срединной формации (израстание stolона). Как правило, израстание наблюдалось у stolонов 2—3-го порядков (рис. 4). При выходе побега на поверхность почвы окраска его стебля изменялась на антоциановую. Первые 2—3 пары листьев на надземной части побега — чешуевидные, зеленые; следующие 1—2 пары — черешчатые с цельнокрайней пластинкой, у последующих листьев край пластинки становился городчатым, а затем зубчатым. При выходе на поверхность почвы значительно (в 1,5—2 раза) увеличивались длина и диаметр междоузлий стебля stolона.

Образование клубней у растений стахиса начиналось поздно — в первой декаде сентября, через 115—120 дней после появления побегов возобновления на поверхности почвы. Формирование клубней происходило в акропетальном направлении за счет формирования новых метамеров с утолщенным стеблем и, в менее значительной степени, в базипетальном — за счет утолщения (пол-



Рис. 4. Особенности развития stolонов у растений стахиса.

1 — stolон 2-го порядка, сформировавшийся на втором узле побега возобновления; 2 — израстающий stolон 3-го порядка; 3 — надземная часть stolона 3-го порядка.

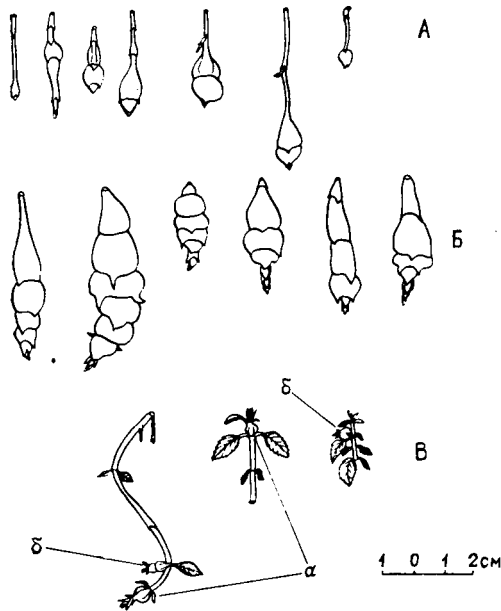


Рис. 5. Формирование клубней у стахиса. А — первые этапы формирования клубней; Б — сформировавшиеся клубни; В — развитие надземных клубней 3-го (а) и 4-го (б) порядков.

ного или частичного) последнего предклубневого метамера столона (рис. 5, А).

Листорасположение у клубней супротивное, листья белые, чешуевидные, долгоживущие (отмирали вместе с клубнем). Вследствие того что утолщение стебля клубневых метамеров происходило неодинаково (значительно слабее в зоне узлов), клубни стахиса имели характерную четковидную форму. Окраска клубней белая с перламутровым оттенком.

Формирование клубней у столонов происходило неодновременно и не зависело от порядка столона и этапа его развития. Примерно у 50 % столонов клубни не образовывались, и в середине октября эти стороны начинали отмирать в базипетальном направлении (как правило, это были столоны 4—5-го порядков).

К концу октября число клубней, сформировавшихся у одного растения, варьировало от 35 до 173 (в зависимости от мощности развития растения). Длина клубней — 1—6 см, диаметр — 0,8—1,5 см. Обычно у всех клубней после образования 3—6 метамеров с утолщенным стеблем формировались 2—3 метамера с относительно тонкими междоузлиями, в результате чего форма клубней становилась веретеновидной. В пределах одного растения клубни различались по длине и диаметру междоузлий стебля, встречались клубни как с толстыми и короткими, так и с более удлиненными и менее утолщенными междоузлиями (рис. 5, Б).

В отличие от ранее изученных видов у стахиса редко образовывались «сидячие» клубни (развитие пазушной почки непосредственно в клубень). Очевидно, это было связано с тем, что пазушные почки у всех столонов очень быстро трогались в рост и к началу периода клубнеобразования

уже не было почек, из которых не начали бы развиваться столоны.

У отдельных столонов 2—3-го порядков по всей длине наблюдалось чередование зон с тонкими и утолщенными междоузлиями (или частями междоузлий). Поскольку это явление наблюдалось у отдельных столонов, то объяснить его чередованием благоприятных и неблагоприятных для клубнеобразования условий [7], вероятно, нельзя, так как у большинства столонов клубнеобразование было нормальным.

Израстание клубней происходило редко. У отдельных клубней наблюдался только один вид израстания — верхушечная почка развивалась в стolon. Пазушные почки на клубне были развиты слабо; развития их в клубни или столоны следующего порядка не происходило.

Особый интерес представляет образование клубней у некоторых надземных побегов 3—4-го порядков. В середине октября у этих побегов после формирования 3—6 метамеров с тонкими междоузлиями и зелеными листьями срединной формации начинали образовываться метамеры с утолщенным стеблем и чешуевидными зелеными листьями. Надземные клубни 4-го порядка чаще были сидячими, т. е. пазушные почки побегов 3-го порядка сразу развивались в клубни. Длина надземных клубней равнялась 0,5—1,0 см, состояли они из 2—3 метамеров (рис. 5, В).

Клубни обычно начинали отмирать в конце июня — начале июля следующего вегетационного периода, т. е. продолжительность их жизни — менее одного года. Отмирание клубней происходило в акропетальном направлении и начиналось с загнивания базальной части.

Первые придаточные корни начинали развиваться у растений на верхних узлах клубня одновременно с началом формирования побегов возобновления из верхушечной и пазушных его почек.

В фазу 2—3-й пары листьев придаточные корни образовывались на узлах побегов возобновления по 2—3 снизу и по бокам каждой пазушной почки (рис. 1). К моменту выхода побегов возобновления на поверхность почвы длина придаточных корней, сформировавшихся как на клубне, так и на побегах возобновления, достигала 3—5 см. В дальнейшем придаточные корни на побегах возобновления развивались очень интенсивно и к началу процесса столонообразования (фаза 6—8-й пары листьев) достигали длины 30—35 см, ветвились они до 3-го порядка.

По мере формирования столонов придаточные корни развивались на их узлах по бокам и снизу пазушной почки.

Длина придаточных корней на столонах не превышала 7 см, они слабо ветвились до 2-го порядка (рис. 3, 4). Однако если учесть, что столоны состояли из большого числа метамеров, общее число придаточных корней, формирующихся на них, было значительным и они могли играть существенную роль в питании растений.

Придаточные корни образовывались также на узлах нижней зоны боковых надземных побегов 2-го порядка по 1—2 на узле, длина их достигала 10 см, ветвились они до 2-го порядка. Иногда придаточные корни формировались на 2—3 нижних узлах

боковых надземных побегов 2-го порядка, располагавшихся на значительной высоте над уровнем почвы (7—8 см), но развивались они медленно и обычно отмирали, не достигнув поверхности почвы. При соприкосновении побегов с почвой в результате изгибания нижней части побегов возобновления развитие этих корней происходило интенсивно.

К концу периода вегетации наибольшего развития достигали придаточные корни, сформировавшиеся на базальной части побегов возобновления. Длина их со времени начала образования столонов увеличивалась незначительно (40—45 см), но они интенсивно ветвились до 4—5-го порядков (образовывалось до 40 корней 2-го порядка длиной до 15 см; длина корней 3-го порядка достигала 7 см, 4-го — 3 см, 5-го — 2 см).

Исследования показали, что у стахиса, как и у ранее изученных нами видов — картофеля и топинамбура [3—5], побеги двух типов — моноциклические и дициклические. К моноциклическим относятся побеги возобновления, формирующиеся из боковых почек клубня. К дициклическим — монокарпические побеги, развивающиеся из пазушных почек на базальной части побегов возобновления и надземных боковых побегов 2-го порядка, которые формируются в нижней зоне побегов возобновления. Основной структурной единицей системы побегов в большом жизненном цикле стахиса является дициклический монокарпический побег, онтогенез которого длится 2 года и состоит из трех этапов: развитие столона, клубня и надземной фотосинтезирующей части.

В отличие от картофеля и топинамбура для стахиса характерна более обширная зона формирования дициклических побегов. Они образуются не только на базальной части побегов возобновления, но и на базальных частях надземных боковых побегов, формирующихся на первых 5—8 узлах побегов возобновления. В конце периода вегетации у стахиса наблюдается образование клубней у некоторых надземных побегов 3—4-го порядков, т. е. развитие этих побегов может идти как по моноциклическому, так и по дициклическому типу.

Значительно реже, чем у картофеля и топинамбура, у подземных дициклических побегов стахиса нет первого этапа развития — формирования столона. Напротив, развитие надземных дициклических побегов в конце периода вегетации чаще начинается со второго этапа — развития клубневой части.

В отличие от топинамбура в онтогенезе дициклических побегов стахиса, как и у картофеля, может выпадать второй этап — формирование клубня. В этом случае столон выходит на поверхность почвы и начинает развиваться надземная фотосинтезирующая часть побега.

На второй год жизни у многих клубней стахиса не трогаются в рост верхушечная почка (побеги возобновления формируются только из боковых почек клубня), т. е. надземная фотосинтезирующая часть дициклического побега не образуется.

Таким образом, во всех трех указанных случаях цикл развития побегов неполный. При этом в первом случае дициклический тип развития побега сохраняется, а в двух других — изменяется на моноциклический.

Стахис отличается также от ранее изученных видов структурой столонов: значительная их длина обуславливается не большой длиной междоузлий стебля, как это наблюдается у картофеля и топинамбура, а большим числом метамеров, из которых формируется столон. Подобное строение столонов определяет и высокую способность стахиса к вегетативному размножению, которое происходит за счет увеличения числа дициклических побегов в результате их ветвления как в первый (ветвление столона), так и во второй (ветвление клубня и надземной фотосинтезирующей части) годы жизни. Поскольку столоны состоят из большого числа метамеров и почти все пазушные почки столонов быстро трогаются в рост, общее число дициклических побегов, формирующихся на одном растении стахиса, приближается к 500.

Следует обратить внимание на особенность развития пазушных почек у побегов стахиса. Несмотря на то что почки в пазухах супротивных листьев формируются одновременно и находятся в равных условиях, развитие их в побеги происходит неодинаково. Боковые побеги, образующиеся из двух супротивно расположенных пазушных почек, отличаются друг от друга не только по темпам и мощности развития, но и по структуре (числу метамеров до соцветия) и функциям (один развивается как фотосинтезирующий побег, второй — как столон). Явление это носит закономерный характер и проявляется как у надземных фотосинтезирующих побегов, так и у столонов и клубней. Ранее подобное явление было описано нами у топинамбура [4].

ЛИТЕРАТУРА

1. Игнатьева И. П. Онтогенетический морфогенез вегетативных органов травянистых растений. М.: ТСХА, 1983. — 2. Кононков П. Ф., Бунин М. С., Кононкова С. Н. Новые овощные растения. М.: Россельхозиздат, 1983, с. 11—18. — 3. Коровкин О. А. Морфогенез вегетативных органов *Solanum tuberosum* L. при выращивании из семян. — Изв. ТСХА, 1982, вып. 4, с. 38—43. — 4. Коровкин О. А. Морфогенез вегетативных органов *Helianthus tuberosus* L. при выращивании растений из семян. — Изв. ТСХА, 1983, вып. 1,

с. 48—56. — 5. Коровкин О. А. Морфогенез вегетативных органов *Solanum tuberosum* L. при выращивании растений из клубней. — Изв. ТСХА, 1984, вып. 4, с. 27—33. — 6. Федоров Ал., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Л.: Наука, 1979. — 7. Чайлахян М. Х. Фотопериодическая и гормональная регуляция клубнеобразования у растений. М.: Наука, 1984, с. 26—30.

Статья поступила 29 декабря 1984 г.